

УДК 599.322.2;591.431.4;591,543,42

ЗАПИСЬ ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ, ФИКСИРОВАННАЯ НА ПОВЕРХНОСТИ РЕЗЦОВ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS SUSLICUS*, RODENTIA, SCIURIDAE)

© 2024 г. В. А. Лобков^{а,*}, Д. В. Щепоткин^{б,**}

^аОдесский национальный университет имени И.И. Мечникова, Одесса, 65058 Украина

^бИнститут биологии развития имени Н.К. Кольцова РАН, Москва, 119991 Россия

*e-mail: zoomuz2017@gmail.com

**e-mail: dm_shchepotkin@mail.ru

Поступила в редакцию 15.11.2021 г.

После доработки 20.12.2023 г.

Принята к публикации 16.01.2024 г.

Суточные приросты на поверхности резцов молодых крапчатых сусликов широкие, средней четкости. У сусликов, начиная с третьего месяца жизни, ширина приростов уменьшается, они становятся более узкими и четкими. Появляются деформации в виде вздутий стенки резца. Частота этих вздутий увеличивается к середине лета и несколько уменьшается в августе. Запись осенне-зимней спячки характеризуется очень узкими приростами, изменением контура и деформациями поверхности резца. После весеннего пробуждения приросты узкие и четкие по 150–160 мкм, впоследствии ширина их увеличивается. Лактация обычно не отражается на суточных приростах. Летом у взрослых сусликов возникают деформации. Количество особей с деформациями увеличивается в июле, когда у них отмечается предельная масса тела, что косвенно указывает на связь появлений деформаций с достижением максимальной упитанности. В это же время, в лабораторных условиях для части сусликов отмечаются снижение кормовой активности и впадение в неглубокую спячку, продолжающуюся у некоторых особей до 1.5 месяцев. Появление деформаций, вероятно, связано с нарушением нормального роста резца при физиологических перестройках организма, вызванных переходом от активного питания растительным кормом к потреблению жировых запасов в состоянии спячки.

Ключевые слова: суточные приросты резца, деформации поверхности резца, летняя спячка

DOI: 10.31857/S0044513424060032, **EDN:** ujdag

Публикаций, где описаны суточные приросты на поверхности резцов у грызунов, накопилось немало. Многие посвящены записи зимней спячки на поверхности резцов у хомяков, сурков и сусликов, и при этом отмечена существенная внутри- и межвидовая изменчивость как записи спячки, так и характера приростов в активный период (Клевезаль, Ануфриев, 2013; Клевезаль, Щепоткин, 2017; Клевезаль и др., 2021; Goodwin et al., 2005; Batavia et al., 2013).

Чтобы понять причины этой изменчивости, нужно изучить резцы от особей с известной историей. Такая возможность у нас есть, поскольку в нашем распоряжении имеются резцы крапчатых сусликов, добытых в разные годы из разных локалитетов, и данные биологических наблюдений (в природе и лаборатории) за сусликами в то же время, в тех же локалитетах.

Цель данной работы – описать особенности приростов на поверхности резцов крапчатого суслика во время спячки (летом, осенью и зимой) и в течение активного периода жизни (весной и летом), выяснить, в какой мере особенности приростов на поверхности резцов отражают особенности жизни особи в эти периоды и то, как этот показатель может быть использован для ретроспективной оценки условий ее жизни.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использовали черепа крапчатого суслика, собранные первым автором данной статьи в 1972–2008 гг. в Северо-Западном Причерноморье в окрестностях г. Одессы при изучении экологии вида и хранящиеся в зоологическом музее Одесского национального университета имени И.И. Мечникова. Сусликов отлавливали в их

колониальных поселений, расположенных на неудобьях с естественной растительностью, используемых для выпаса скота, и на посевах люцерны (*Medicago sativa* L.). Наименования поселениям даны по названиям ближайших населенных пунктов. Изучены резцы от 230 особей.

Лабораторные наблюдения за сусликами проводили в 1985–1997 гг. (Лобков, 1999). Крапчатый суслик относится к зимоспящим видам. Около 6 месяцев в году суслики проводят в спячке, во время которой не питаются. Спячка сусликов напоминает сон: тело свернуто в клубок, глаза плотно закрыты, температура тела выше окружающей на 1–1.5°C, частота вдохов 4–5 в минуту. Возвращение в активное состояние происходит в течение нескольких часов (Калабухов, 1985). Периодом осенне-зимней спячки мы называем период после последней регистрации активных сусликов на поверхности земли в конце лета – начале осени до появления первых выходов сусликов на поверхность из зимовочных нор весной.

Возраст сусликов определяли по степени стертости эмали с обнажением дентина на предкоренных и коренных зубах верхней челюсти (Петровский, 1961; Лобков, 1999). Молодых сусликов от выхода из выводковых нор до залегания в осенне-зимнюю спячку в конце лета или в сентябре считали сеголетками, сусликов, перезимовавших один и более раз, относили ко взрослым особям.

Длину тела мертвых сусликов измеряли сантиметровой лентой от кончика носа до основания хвоста с точностью до 0.5 см, а тушки взвешивали на аналитических весах с точностью до 5 г. Коэффициент упитанности (КУ) вычисляли отношением массы тела (г) к его длине (см). Количественные данные обработаны с помощью стандартных методов математической статистики (Лакин (1990).

Исследовали нижние резцы, преимущественно их медиальную стенку, под биноклем, ручной лупой 10× или налобной лупой 2.5×. Предварительно очищенные от пленок резцы фотографировали на линейке с ценой деления 0.5 мм в обычном отраженном свете. Для фотосъемки использовали цифровой микроскоп Keyence VHX-1000. На нем проводили съемку всего резца в высоком разрешении, фоном служил лист клетчатой бумаги с линиями через 2.5 мм.

Измерения проводили в программе Photoshop и в программе цифрового микроскопа. Длина резца – это длина внешней дуги, измеренная по наружному краю эмали. Все промеры, вектор которых направлен вдоль продольной оси зуба, мы называем длиной. Исключение составляет промер “ширина прироста”, за которым оставлен термин “ширина”, несмотря на то, что промер имеет вектор вдоль зуба. Длину отдельных участков на поверхности резца

и ширину приростов измеряли в верхней трети – середине ширины резца. Многочисленные сравнения показали, что промеры длины резца и его участков по внешней дуге и по середине стенки различаются, в зависимости от кривизны нижних резцов, на 11–13%, в среднем на 12%. При необходимости сравнений длины участков или ширины приростов с длиной резца мы вводили поправку 0.12. Ошибка измерений, как было показано ранее (Клевезаль, 2010), не превышает 6–7%.

Терминология. **Базальной** мы называем часть резца, расположенную в альвеоле, где находится ростовая зона, а **апикальной** – свободную часть резца, подверженную стачиванию. В поперечном сечении резец имеет форму эллипса с более плоскими боковыми стенками: медиальной (обращенной к языку) и латеральной (обращенной к щеке). Стенки резца состоят из дентина, который на внешней стенке и прилегающих частях боковых стенок покрыт толстым слоем эмали. Граница эмали хорошо видна на поверхности боковых стенок резца. **Изменение границы эмали (ИГЭ)** выглядит как отклонение края эмали от дентина с образованием выемки в придентиновой части эмали.

Приростами мы называем поперечные валики на поверхности резца, образующиеся в процессе роста в длину (прорезания) резца, их границы видны под определенным углом падения света. Мы считаем приросты **четкими**, если границы их легко различаются, и **нечеткими**, когда разграничить отдельные приросты трудно. Четкие приросты могут быть **контрастными**, когда рельеф поверхности хорошо выражен, и **слабоконтрастными**, но различимыми, когда рельеф выражен плохо, хотя приросты различимы. Приросты могут быть **простыми** или **сложными**, в последнем случае четко ограниченный прирост разделен на несколько более узких.

При большой изменчивости характера приростов можно выделить их типы по ширине и четкости (т.е. по степени разграничения соседних приростов).

- 1) широкие, как правило, не очень четкие, ширина 300–700 мкм,
- 2) средней ширины, умеренно четкие, ширина 200–300 мкм,
- 3) узкие, четкие, ширина 100–180 мкм,
- 4) очень узкие, трудно различимые 50–60 мкм и менее. (Эти приросты встречаются в «зоне осенне-зимней спячки»).

Как правило, широкие приросты менее четкие и четкость увеличивается от широких к узким. Отнесение прироста к тому или иному типу в значительной степени условно.

Приросты 1–3 типов мы считаем **суточными** (соответствующими суточным слоям дентина) на основании ранее опубликованных данных (Michaeli,

Weinreb, 1968; Chiba et al., 1976; Rinaldi, 1995, 1999; Goodwin et al., 2005; Клевезаль, Ануфриев, 2013), в том числе и по крапчатому суслику (Клевезаль, Лобков, 2008). В дальнейшем по тексту под термином прирост мы подразумеваем **суточные приросты**, если не оговорено иное значение.

На фоне разнокачественных приростов на резцах встречаются **деформации** — участки с более выпуклой или, наоборот, лощенной медиальной стенкой (деформация видна и на латеральной стенке, но там ее трудно анализировать).

Деформации можно разделить на два типа:

1) **вздутие** (округление медиальной стенки), выраженное в разной степени;

2) **сложная деформация** — “смятая поверхность”, т.е. чередование коротких вздутий и уплощений (вмятин). Сложная деформация бывает **однократной** (вздутие + уплощение) или **многократной**.

Первой стадией вздутия можно считать как бы гладкий участок зуба, на котором приростов не видно. На деформированных участках приросты видны редко, они очень нечеткие, но могут быть видны отдельные более четкие.

Слои дентина (суточные слои) — это образования в толще дентина, возникающие в результате утолщения стенок резца; они заметны на срезах резца (лучше — на окрашенных).

Изменения контура резца — это небольшие выпуклости и впадины на большой и на малой дугах (соответственно, на внешней и внутренней стенках) резца.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности регистрации жизнедеятельности на поверхности резцов у сеголеток крапчатого суслика

Резцы сеголеток исследовали после выхода детенышей из выводковой норы и перехода с питания материнским молоком на естественные корма. Этот период начинается в месячном возрасте и длится 1–2 недели. Молодые крапчатые суслики в Северо-Западном Причерноморье массово выходят из нор обычно во второй половине мая. В последующий второй месяц жизни они расселяются из выводковых нор и интенсивно растут, к концу этого периода достигают размеров взрослых особей.

По мере их роста ширина суточных приростов резцов уменьшается, а четкость повышается. Если объединить все выборки, то у большинства добытых в июне особей приросты во всем резце были широкие, средней четкости. Уменьшение ширины приростов от апикальной части резца к его базальной (т.е. образованной незадолго до гибели) части

в июне заметно лишь у отдельных особей (у четырех из 41). Доля таких особей среди сеголеток, добытых в июле, увеличивается (у 12 из 29), а среди сеголеток, добытых в середине августа, такие особи составляют большинство (29 из 47). Ширина приростов при этом может уменьшаться существенно, например с 400 до 250 мкм. У сеголеток в середине июня общее число приростов в резце (не считая области стачивания) 35–45, в середине августа — около 50. Можно считать, что у сеголеток в июне — середине августа на резце записаны последние 1.5 мес. жизни. В Северо-Западном Причерноморье сеголетки обычно залегают в спячку в конце августа — сентябре. К этому времени темпы аппозиции резца еще больше снижаются, а количество приростов увеличивается. Так, у двух молодых самцов, добытых в середине сентября, было около 70 приростов, ширина которых в базальном направлении уменьшалась от 250 до 160–200 мкм.

В августе в базальной части резца приросты более четкие, их ширина в среднем около 250 мкм. Ближе к осени приросты становятся еще более узкими. Например, у добытой в середине августа самки, в начале базальной трети резца приросты средней четкости, беспорядочно варьируют от 190 до 360 мкм, за ними видны 20 четких приростов по 180–200 мкм и 7 самых последних по времени образования четких приростов по 160–130 мкм.

Ширина прироста — это мера скорости роста резца за сутки. Многочисленные экспериментальные работы, выполненные на лабораторных грызунах, показали, что на скорость роста резцов влияют многие факторы: возраст особи, характер диеты, разного рода изменения механической нагрузки и т.д. (Burn-Murdoch, 1993; 1999).

Уменьшение ширины приростов у сеголеток с июня по август в значительной мере отражает снижение интенсивности роста особи (и, соответственно, резца) с возрастом, что характерно для всех грызунов (Клевезаль, 2001; Клевезаль и др., 2021). Однако осеннее уменьшение ширины приростов перед спячкой, очевидно, связано не только с возрастными изменениями, поскольку у перезимовавших (см. ниже) ширина приростов весной вновь увеличивается. Видимо, это отражает уменьшение кормовой активности, что подтверждается анализом содержимого желудков. В июне они наполнены травой, масса которой иногда достигает 60–70 г. Максимальная масса желудков в конце июля уменьшается до 20–30 г., а в конце августа 1973 г. только у двух сеголеток из 41 желудки весили около 20 г, а у остальных особей на ощупь они были пустыми.

Увеличение четкости приростов по времени совпадает с изменением дневной активности. В июне у сеголеток она наибольшая с 8 до 18 часов

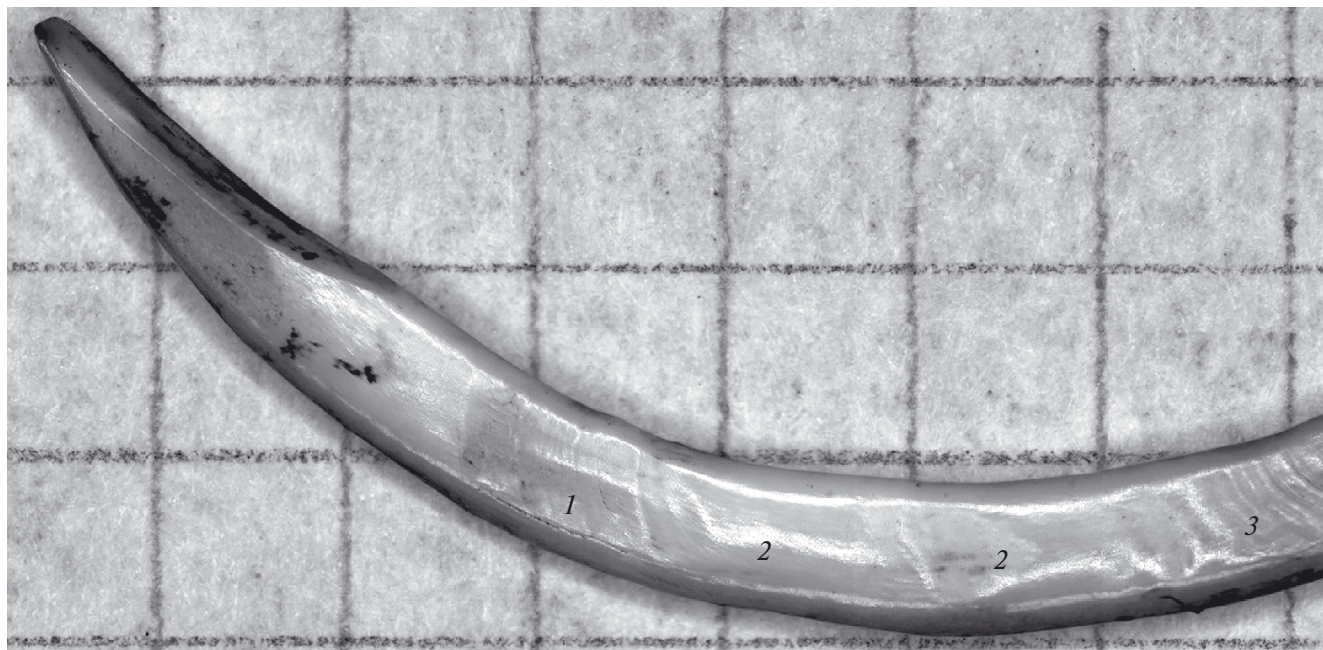


Рис. 1. Участок нижнего резца сеголетка крапчатого суслика, с летними деформациями: 1 — узкие приросты, 2 — деформированные участки, 3 — широкие приросты.

с пиками в 12 и 16 часов. В августе она становится однофазной с пиком в середине дня, а период дневной активности сусликов в поселении сокращается до 6–7 часов (Лобков, 1977). Последние активные особи перед залеганием в осенне-зимнюю спячку в сентябре выходят из нор на непродолжительное время в 12–14 часов. На резцах сеголетков в это время в большинстве случаев обнаруживаются более узкие и четкие приросты.

Эта картина изменения особенностей приростов с возрастом характерна только для некоторых, но не для большинства молодых особей. Имеет место значительная индивидуальная изменчивость динамики ширины приростов, например появляются отдельные более узкие четкие приросты среди широких нечетких. Также обращают на себя внимание несколько деформированные участки резца, которые выглядят как вздутия (округления) медиальной стенки длиной в несколько обычных суточных приростов, но без заметных приростов или с очень нечеткими приростами (рис. 1).

Различия между сеголетками самцами и самками по характеру поверхности резцов выявлены в августовских выборках. В выборке с пастбища (“Карпово”) четкие более узкие приросты в базальной трети до конца зуба были у всех пяти самок (у трех самок — не менее 20 приростов) и только у одного из шести самцов. В выборке из “Дальника” у 12 из 13 самцов с неповрежденным базальным концом резца было 10–30 узких четких приростов до конца зуба. Самок в выборке было только четыре, такие

приросты были у двух. Эти различия могут быть результатом различий между локалитетами, но могут быть связаны с различиями в наземной активности между самцами и самками. В августе — сентябре самцы сеголетки отлавливаются значительно чаще, чем самки (Лобков, 1999).

Разнообразие приростов на поверхности резцов сеголетков одного пола, добытых одновременно, может быть связано с разным возрастом особей. Например, в 1985 г. пробуждение самок было позднее и дружное, всего 11 дней с конца марта, а в 1973 г. — растянутое с начала марта на 21 день. Соответственно и сроки рождения ими молодых в 1973 г. были растянуты вдвое, что обусловило такие же различия в онтогенезе особей. Сроки и продолжительность весеннего пробуждения крапчатого суслика зависят от географической широты расположения поселения и других факторов (Лобков, 1999). С этим, видимо, связаны и различия резцов сусликов из разных локалитетов по наличию деформаций. Деформации в виде вздутия стенки появляются в конце июня, их частота увеличивается в июле — первой половине августа и уменьшается в августе. Деформаций на резце может быть несколько или деформация может быть только одна. Полагая, что в среднем на резце есть запись последних полутора месяцев жизни особи, можно примерно оценить время образования деформаций на данном участке зуба, объединив все выборки и приняв интервал в 15 дней. Деформации в базальной части относим к последней 15-дневке

Таблица 1. Сезонные изменения частоты деформаций у сеголеток крапчатого суслика в летние месяцы

Период	Всего участков зуба	Из них с деформациями	Доля участков с деформациями, %
Июнь вторая половина	39	7	18
Июль первая половина	29	10	34
Июль вторая половина	17	6	35
Август начало	46	15	32
Август вторая половина	35	10	28

жизни особи, в середине — к предпоследней, в апикальной — на месяц ранее. Всего изучен 91 резец (табл. 1).

Следовательно, деформации на резцах сеголеток начинают появляться только во второй половине июня, частота их увеличивается в июле и несколько снижается во второй половине августа.

Как правило, после деформаций на резце были сформированы обычные приросты. Из 46 сеголеток из разных выборок, добытых в августе, узкие приросты в базальной части до базального конца резца были у 30, неясная картина у восьми, широкие у семи и у одной после не очень узких четких приростов была деформация до конца зуба. Например, у добытых 24.08.1973 г. сусликов после деформации было от ≈ 16 до ≈ 30 приростов и только у одного после не очень узких четких базальных приростов была видна деформация до базального конца зуба (рис. 2). Примечательно, что эта деформация была не типична для сеголеток (для них, как было сказано выше, характерны вздутия), и напоминала более сложные деформации перед зоной спячки (см. ниже). В резцах двух особей, добытых в середине сентября, деформаций не было ни на одном участке зуба (подробнее о деформациях см. отдельный раздел). О характере приростов у сеголетков непосредственно перед осеннее-зимней спячкой можно судить по резцам добытых весной сусликов, перезимовавших одну зиму. 48 экз. (во всех выборках) были определены как годовики. На резце каждой из 36 особей перед (т.е. апикальнее) ИГЭ в зоне спячки был участок с деформацией поверхности (см. ниже), перед которым, суточные приросты были узкие и четкие. Длина этого участка была разной у разных особей.

Таким образом, у сеголеток изменения поверхности резца с возрастом таковы: широкие нечеткие приросты к концу лета сменяются более узкими и четкими. У некоторых особей летом образуются участки деформированной поверхности, после которых следуют обычные суточные приросты. Эти деформированные участки видны у двух третей особей перед спячкой (оцененной по ИГЭ). Индивидуальная изменчивость приростов, по-видимому,



Рис. 2. Базальный конец нижнего резца самца сеголетка, добытого 24.08.1973 г.: 1 — суточные приросты, 2 — деформированная поверхность.

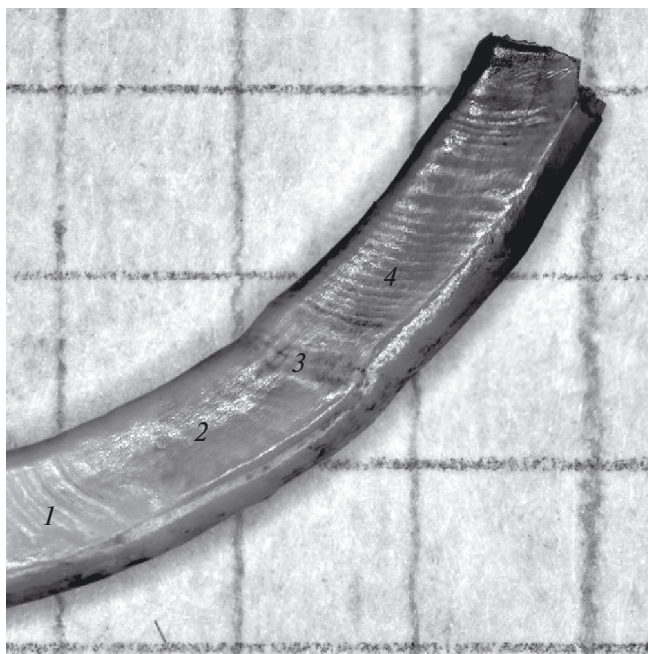


Рис. 3. Базальный участок резца крапчатого суслика, добытого спустя месяц после пробуждения от зимней спячки: 1 — летние приросты, 2 — деформированный участок перед зоной спячки, 3 — зона спячки с ИГЭ и изменением контура резца, 4 — узкие приросты после пробуждения.

определяется растянутостью сроков рождения и разной интенсивностью накопления жировых запасов разными особями и в разные годы.

Регистрация «зоны спячки» на поверхности резцов в осенне-зимний период

Характерным признаком зоны спячки у сусликов считается ИГЭ (Клевезаль и др., 2021), но у крапчатого суслика, из-за высокой изменчивости характера приростов, определить зону спячки не просто. Можно выделить три признака записи спячки у крапчатого суслика: 1) ИГЭ, 2) очень узкие приросты (50–60 мкм и менее) над, непосредственно до или после ИГЭ, их мы не считаем суточными, поскольку периодика их образования пока не ясна, и 3) изменение контура всего резца, особенно заметное по внутренней дуге резца. ИГЭ часто выражено плохо и тогда признаком спячки служит сочетание 2) и 3). Кроме того, перед ИГЭ очень часто видна деформация поверхности стенки резца (рис. 3). При исследовании всех 136 перезимовавших сусликов разного возраста в нашем материале деформации отмечены у 80%. В оставшиеся 20% вошли такие случаи, как: “Деформации нет, но есть участок нечетких приростов (у трех самок и трех самцов, добытых 7.05.1987 г., (Григорьевка)”. Деформация поверхности в сопровождении одного из трех указанных выше признаков записи спячки – несомненное свидетельство зимней спячки. Однако одна только деформация не является показателем зимней спячки, поскольку встречается и в летний период.

Особенности регистрации жизнедеятельности на поверхности резцов у взрослых сусликов в весенний период

Самцы. Молодые суслики предыдущего года рождения пробуждаются весной в возрасте 10–11 месяцев. Они достигают к этому времени размеров взрослых особей и становятся половозрелыми, поэтому мы относим их к взрослым особям,

наравне с особями, перезимовавшими не одну зиму. Бросающаяся в глаза особенность после записи спячки – узкие четкие приросты по 150–160 мкм (см. рис. 3).

В следующий после пробуждения месяц у самцов (самок не рассматриваем из-за возможного влияния беременности) обнаруживаются значительные вариации частоты этого признака (табл. 2).

Узкие приросты после выхода из спячки, вероятно, связаны с особенностями питания в этот период: переключением организма с потребления жировых запасов во время спячки на питание растительным кормом, а также с недостатком корма ранней весной. Об этом свидетельствует анализ содержимого желудков. Так, в год, когда пробуждение сусликов от зимней спячки началось в конце февраля, масса содержимого желудков у самцов с 27.02 по 9.03 составила 3.8 ± 0.6 г ($n = 18$), а с 18.03 по 11.04 – 8.35 ± 0.78 г ($n = 26$). С началом обильной вегетации растительности и окончанием гона кормление становится более интенсивным. Масса наиболее наполненных желудков через 1–1.5 месяца после пробуждения увеличилась до 50–60 г. Возможно, разнообразие изменений ширины приростов после выхода из спячки, есть результат различий в особенностях питания в этот период.

У отдельных добытых поздней весной (в апреле) особей серии приростов прерывались небольшим участком деформации (вздутием). Такая картина была у одного из восьми самцов, добытых 7.05.1985 г. в “Коблево”: после ИГЭ до деформации было ≈ 10 –12 приростов, после деформации ≈ 25 приростов до конца зуба. У одного из одиннадцати самцов, добытых 29.03–1.04.84 г. в Сычавке, деформация была через ≈ 13 приростов после ИГЭ и почти у базального конца резца. Из 18 самок (“Григорьевка”, 7.05.1987 г.) деформации были у двух, через ≈ 22 и ≈ 12 –13 приростов после ИГЭ и за ≈ 11 и ≈ 15 –20, соответственно, приростов до конца зуба. Во всех этих случаях деформации образовались весной, но не сразу после выхода

Таблица 2. Характер приростов после “зоны спячки”

Поселение	Дата сбора	Всего особей	Число приростов после ИГЭ	Варианты изменения ширины приростов				
				все узкие	от узких до средних	от средних до узких	все средней ширины	все широкие сложные
“Мизикевича”	7–11.03.1990	20	До 30	3	–	4	13	–
“Коблево”	7.05.1985	8	До 40	3	–	3	–	2
“Сычавка”	29.03–1.04.1984	12	До 20	7	1	–	3	1

из спячки. Сходная деформация была и у одного самца из шести взрослых особей, которые были добыты 12 мая 1989 г., и у которых уже не было признаков “зоны спячки” на поверхности резцов. Зима 1989 г. была теплой, и первые суслики проснулись в последней пятidineвке января (Лобков, 1999). Часть резца, где находилась зона спячки уже сточилась. От бокового стачивания до начала деформации было ≈ 35 приростов, от конца деформации до конца зуба — 25–30 приростов, следовательно, деформация возникла примерно в середине апреля.

Для крапчатых сусликов, содержащихся в неволе, отмечена способность некоторых особей, особенно самцов, а также самок, потерявших выводки, впадать в повторную (весеннюю) спячку. От зимней спячки весенняя отличалась непродолжительностью. У особей крапчатого суслика такую спячку мы наблюдали в условиях неволи спустя 20–30 дней после пробуждения от зимней спячки, хотя суслики имели возможность нормально питаться. Непрерывная спячка у отдельных особей продолжалась от 2 до 17 дней, после чего они возвращались к активному образу жизни (Лобков, 1991). В природе повторную спячку весной наблюдали у малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Pall.). Норы-веснянки, из которых проснувшиеся суслики не выходили несколько дней были раскопаны. В гнездах обнаружили трех спящих сусликов (Лисицин, Карпушев, 1954). В природе о повторном снижении активности самцов крапчатых сусликов весной после пробуждения косвенно свидетельствует значительное уменьшение в этот период доли добываемых самцов, сравнительно с самками (Лобков, 1991). Позже было показано, что в дентине резцов в период такой спячки формируются не обычные суточные слои дентина, а особо контрастные полосы (Трунова, Лобков, 1997). Поскольку рост резца в длину и формирование дентина идут синхронно, формирование деформаций на поверхности резца

в этот период вполне ожидаемо и, вероятно, связано с весенней спячкой.

Самки. Ранее мы писали, что ИГЭ образуется в связи с изменением нагрузки на зуб в период спячки, хотя, возможно, базальный конец ИГЭ отмечает не выход из спячки как таковой (восстановление нормотермии), а возобновление питания после выхода из спячки (Клевезаль и др., 2021). В любом случае, ИГЭ можно считать маркером периода спячки. На данном материале мы получили еще одно подтверждение этого положения. Спаривание крапчатых сусликов происходит в день выхода самок из нор после спячки, а беременность длится 24 дня (Лобков, 1999). Следовательно, по размеру эмбрионов можно примерно оценить время пробуждения.

Для 25 самок, добытых в 2008 г., мы сравнили время пробуждения, оцененное по размеру эмбрионов, с количеством суточных приростов, сформированных после ИГЭ (табл. 3).

Таким образом, из 25 исследованных резцов самок в 20 есть соответствие количества приростов после ИГЭ количеству суток после пробуждения, оцененному по размерам эмбрионов. Это соответствие можно признать удовлетворительным, если учесть, что сформированное на самом базальном конце зуба ИГЭ часто не видно, поскольку вновь образованная эмаль мягкая и может быть удалена при очистке зуба; подсчет базальных приростов под лупой дает лишь приблизительную оценку; определение времени пробуждения по размеру эмбрионов тоже приблизительное.

О лактации (но не беременности) в записи свидетельствовало изменение рисунка суточных слоев дентина крапчатого суслика, заметных на окрашенных препаратах дентина (Трунова, 2000). Наш материал позволил проверить возможность записи периода лактации на поверхности резцов самок. Для этого мы сравнили характер приростов,

Таблица 3. Число приростов после ИГЭ у беременных самок с разным сроком пробуждения от спячки

Дни после пробуждения (судя по размеру эмбрионов)	Всего исследовано самок	Из них с числом приростов после ИГЭ:		
		0 или ИГЭ не видно	близким к ожидаемому (в скобках число приростов)	больше ожидаемого (число приростов и номер особи)
1–2	8	5	1 (1–2)	2 (3–4, 12–15)
3–5	5	—	5 (4–8)	—
6–10	7	—	5 (7–15)	2 (18–20)
12–15	3	—	2 (12–15)	1 (18–20)
20	2	—	2 (18–20)	

Прочерк — нет данных.

Таблица 4. Характер приростов у сусликов разного репродуктивного статуса

Место и дата	Репродуктивный статус	Всего особей	Из них с приростами после ИГЭ	
			вздутие среди приростов	только узкие или узкие + средней ширины
7.05. 1987 г. “Тригорьевка”	Самки лактирующие	10	5	5
	Самки яловые	9	0	9
	Самцы	8	0	8
15.04. 2008 г. “Таирово 1”	Самки лактирующие	2	0	2

сформированных после выхода из спячки у кормящих и яловых самок, а также у самцов (табл. 4).

Из таблицы следует, что у пяти из двенадцати лактирующих самок были найдены особенности сформированных после выхода из спячки приростов, которые не были обнаружены у восьми самцов и 9 яловых самок. Это можно принять за слабый намек на возможность отражения лактации в характере суточных приростов.

Дополнительно в этом плане исследовали перезимовавших самок, добытых в конце июня. У них зона спячки уже сточена, но запись лактации, если таковая была, должна сохраниться в апикальной и средней части зуба. По характеру апикальные и средние приросты у самцов и самок в “Большой Долине” различались: у трех самок из семи в середине резца было или вздутие (слабое) или наблюдалась группа нечетких широких приростов, а у самцов этого не было (но самцов из этого поселения, отловленных одновременно с самками, было только три). В “Карпово”, где было по 5 экз. каждого пола, сходная картина (группа нечетких приростов или слабое вздутие) была у трех самок, но и у одного самца. Следовательно, и на этом материале мы не обнаружили несомненной записи лактации, хотя некоторый намек на возможность такой записи есть.

Особенности регистрации жизнедеятельности на поверхности резцов взрослых сусликов летом

О характере приростов в летний период у перезимовавших особей можно судить как по резцам взрослых, добытых летом, так и по части резца, сформированной до зоны спячки, у добытых весной особей, которые перезимовали не менее двух раз (если «зона спячки» не была близка к зоне апикального стачивания резца). У добытых в июне особей на резцах видны приросты разной степени четкости и разной ширины. Из 20 сусликов, добытых в конце июня, у шести в базальной трети были только узкие четкие приросты. Кроме приростов у пяти из 20, добытых в конце июня сусликов в разных частях зуба обнаружены деформации,

сформированные, судя по их позиции на резце, в мае или июне.

Из добытых весной и перезимовавших не менее двух раз 56 особей апикальные деформации, связанной с ИГЭ, были видны приросты разной ширины и четкости. У 52% (29 экз.) это были узкие четкие приросты. У 12 сусликов в апикальных и средних частях резца были видны деформации (в форме вздутия), отделенные от деформации перед ИГЭ разной ширины приростами. По-видимому, они формировались у взрослых сусликов в летний период, но не у всех, а только у 21% особей (рис. 4).

Сходная картина была на резцах взрослых сусликов, добытых в июле и позже, в разных поселениях и в разные годы. У семи самцов, добытых 3–18.07.1973 г., приросты были варьирующей ширины по всему резцу, у двух из них небольшая деформация была в середине резца и у одного — в базальной части. У четырех из этих семи в базальной трети были узкие четкие приросты (у добытого 3.07.73 г. $\approx$ 28 приростов до конца зуба). У 3 самцов, добытых 16.09.1973 г., четкие приросты видны либо с конца апикальной трети до конца зуба, либо во всем резце ($\approx$ 45–70 приростов). Следовательно, узкие четкие приросты у взрослых особей формируются в июне — июле. Это совпадает по времени со снижением активности взрослых самцов, о чем свидетельствуют результаты отловов крапчатых сусликов. Уже в начале июня самцов ловится в три раза меньше, чем взрослых самок, которые из-за лактации позднее приступают к накоплению жировых резервов (Лобков, 1999).

Из добытых весной и перезимовавших не менее двух раз 56 особей у 46 перед (или над) ИГЭ была видна деформация. Часто перед деформацией были видны участки узких четких приростов.

На первый взгляд деформации перед ИГЭ выражены в разной степени у разных особей, независимо от их половой принадлежности, но при детальном рассмотрении характера деформаций некоторые различия между самцами и самками



Рис. 4. Особенности приростов на нижнем резце крапчатого суслика спустя месяц после весеннего пробуждения от спячки: 1 – суточные приросты, сформированные летом, 2 – летние деформации стенки резца, 3 – деформация перед зоной спячки, 4 – зона спячки с ИГЭ и изменением контура резца, 5 – суточные приросты, сформированные после выхода из спячки.

Таблица 5. Деформации поверхности резца перед ИГЭ у самцов и самок крапчатого суслика

Поселение	Дата добычи	Пол	Количество особей	Из них с разными деформациями		
				вздутия, от длинных до коротких	сложные деформации *	нет деформаций или (в скобках) есть только участок приростов, варьирующих по четкости и ширине
“Сычавка”	29.03–1.04 1984	Самцы	13	10	1 (однократная)	(2)
		Самки	11	1	7	3
“Тригорьевка”	7.05.1987	Самцы	10	4	3	3
		Самки	19	8	8 (из них 3 с однократной)	3

* Чередование коротких вздутий и уплощений или вздутие + уплощение перед ИГЭ.

обнаруживаются. У самок деформации чаще бывают сложными (табл. 5).

Общая картина изменений поверхности резца у перезимовавших особей

После зоны спячки видны суточные приросты разной ширины, чаще четкие узкие, впоследствии увеличивающейся ширины, в отдельных случаях с деформацией в весенний период, далее меняющейся ширины и четкости с деформациями в поздне-весенний и летний период примерно у четверти особей. Индивидуальные особенности, вероятно, отражают интенсивность питания и жиронакопления. Затем следуют узкие приросты

и деформации перед записью спячки у подавляющего большинства.

Деформации

Деформации на резцах по времени появления можно разделить на три группы: весенние деформации у перезимовавших активных особей, летние – у сеголеток и у перезимовавших, а также и деформации в период спячки осенью и зимой.

Весенние деформации у перезимовавших особей на резцах мы видели в единичных случаях, они возникали в апреле. И до, и после этих деформаций на резце были заметны серии суточных приростов (см. выше). Судя по позиции на резцах,

деформации могут быть результатом повторного впадения в неглубокую спячку.

Летние деформации у сеголетков и перезимовавших (см. соответствующие разделы). У сеголетков деформации появляются в июне, у перезимовавших сусликов — раньше, иногда даже с конца мая. В июне частота деформаций у сеголетков (18%) существенно меньше, чем у взрослых (30%).

У сеголетков из разных поселений различия по частоте появления деформаций соответствуют различиям в накоплении жировых отложений, оцененных по коэффициенту упитанности. Так, в августе 1985 г. у сеголетков, добытых на выпасе (“Карпово”), деформаций было существенно меньше, чем у добытых в то же время в поселении на люцерне (“Большая Долина”). Упитанность сусликов на выпасаемом участке одновременно была значимо ниже, чем на люцерне, соответственно у самцов 10.6 ± 0.7 , $n = 6$ и 13.2 ± 0.4 , $n = 13$. Различия статистически значимы ($t = 3.37 > t_{0.01}$).

Различия в частоте деформаций, обусловленные степенью упитанности, отмечены и в поселениях сусликов, расположенных в 3 км друг от друга. Крапчатые суслики, обитающие на посевах люцерны в поселении “Новая Долина”, были крупнее и накапливали больше жировых резервов, чем суслики, обитающие на выпасе в поселении “Дальник”, расположенном поблизости. Вероятно, поэтому, в 1973 г. перезимовавшие самцы с посевов люцерны уже в июле отлавливались единично, а в конце августа среди отловленных особей не встречались. Коэффициент упитанности трех самцов, добытых 11 июля 1973 г. на поле люцерны, составил 19.1 ± 0.89 , $n = 3$, а этот показатель самцов, отловленных в первой декаде июля на выпасе, расположенном поблизости, составил 14.3 ± 0.48 г/см, $n = 11$.

Появление деформаций на резцах и у сеголетков, и у перезимовавших особей по времени и степени упитанности совпадает с появлением у них возможности наступления, так называемой, летней спячки, установленной наблюдениями за сусликами, живущими в неволе. В лабораторных условиях при температуре $20\text{--}22^\circ\text{C}$ перезимовавшие самцы и яловые самки после достижения максимальной массы тела, даже при наличии корма, впадали в оцепенение. Температура их тела лишь на $1\text{--}1.5^\circ\text{C}$ превышала температуру в помещении, животные были вялыми, не открывали глаз при манипуляциях, частота вдохов составляла 4–6 в минуту, т.е. у них наблюдалась типичная спячка (Лобков, 1999). Эти наблюдения позволяют предположить, что и обитающие в естественных условиях суслики также впадают в подобную спячку, так как доля перезимовавших самцов и самок среди отлавливаемых в середине лета особей, снижается (Лобков,

1999). Спячка при высоких температурах окружающей среды получила название летней. Она известна не только у сусликов, но и у других видов млекопитающих (Калабухов, 1985).

Коэффициент упитанности взрослых самцов, отловленных 11 июля 1973 г. в поселении “Новая Долина” составил 19.1 ± 0.89 г/см, $n = 3$, а КУ взрослых самцов, зимовавших 2–3 раза, отловленных в том же поселении “Новая Долина” сразу после пробуждения в феврале следующего 1974 г., составил 10.95 ± 0.32 г/см, $n = 15$. Потери упитанности за период с 11 июля 1973 г. по февраль 1974 г. составили в среднем 8.15 ± 0.95 г/см.

Самцы-сеголетки, отловленные в том же поселении “Новая Долина” в первой декаде июля 1973 г., имели КУ 9.2 ± 0.15 г/см, $n = 52$, а отловленные 21–25 августа 1973 г. имели КУ 15.75 ± 0.42 г/см, $n = 36$. В 1973 г. они перестали встречаться на поверхности земли в начале сентября. В феврале 1974 г. сразу после пробуждения коэффициент упитанности молодых самцов составил 9.5 ± 0.26 г/см, $n = 31$. За период спячки с сентября по январь они израсходовали 6.25 ± 0.49 г/см. Логично предположить, что перезимовавшие взрослые самцы из этого же поселения за то же время спячки израсходовали те же 6.25 ± 0.49 г/см. Таким образом, разность между расходом ими жировых отложений с начала июля до февраля (8.15 ± 0.95 г/см) и расходом в течение спячки в сентябре — январе (6.25 ± 0.49 г/см) соответствует потерям упитанности перезимовавших взрослых самцов с 11 июля по 25 августа 1973 г. в 1.9 г/см. В пересчете на среднюю длину тела этих самцов (21.7 см) потеря в массе тела в этот летний период 41 г за 45 суток.

Содержавшиеся в неволе в июле — августе 1989 г. в подвальном помещении при температуре $20\text{--}22^\circ\text{C}$ взрослые самцы, достигшие большой упитанности, были лишены корма. Так мы имитировали прекращение питания, связанное с отсутствием выходов на поверхность. Как указано выше, среди отловленных в июле сусликов доля взрослых самцов невелика, что позволяет предположить снижение их кормовой активности и продолжительное пребывание в гнездах глубоко под землей (Лобков, 1977). Некоторые подопытные особи оставались активными, а другие залегли в спячку, продолжавшуюся до полутора месяцев. Расход массы тела у разных самцов, ввавших в спячку в лаборатории, за 30–40 дней у разных особей колебался от 34 до 73 г (Лобков 1999). Расход массы тела самцов, которые не впали в спячку, находились рядом и не получали корм, в этот же период колебался от 53 до 66 г, а потери их упитанности составили 2.7 г/см. Следовательно, в природных условиях в июле — августе 1973 г. перезимовавшие

самцы вполне могли не питаться, находясь в мало активном состоянии или в спячке. Деформации на резцах в этот период могут отражать подобное состояние организма. Это дает основание связать образование деформаций с прекращением кормовой активности вплоть до впадения в неглубокую спячку либо временное голодание. По-видимому, к таким особям и относятся те суслики, у которых мы обнаруживаем деформации.

Частота деформаций у сеголеток достигает пика во второй половине июля (см. табл. 1). Та же закономерность наблюдается и у взрослых сусликов. Примечательно, что большинство, содержащихся в неволе взрослых сусликов, достигают предельной массы тела в первой половине июля (табл. 6).

Эта особенность может подтверждать связь появления деформаций с достижением максимальной упитанности. После этого масса сусликов в лаборатории начинает снижаться, несмотря на то, что они потребляют корм, хотя и в небольшом количестве (Лобков, 1999). Вероятно, в это время начинается подготовка организма к осенне-зимней спячке и переключение его на питание накопленными жировыми запасами, которое может осуществляться как при голодании, так и в состоянии неглубокой спячки. Этот процесс обуславливает снижение скорости роста резца и, как следствие, образование деформаций его поверхности. Примечательно, что перед зоной осенне-зимней спячки нередко располагаются очень узкие и четкие приросты, похожие на приросты сразу после весеннего пробуждения. После выхода на поверхность весной, вероятно, продолжается расходование жировых запасов, оставшихся после спячки. В Северо-Западном Причерноморье суслики обычно начинают пробуждаться в ранние сроки (иногда в конце января-феврале, имея достаточные запасы жира для продолжения спячки. Это позволяет проснувшимся особям сохранять активность в случае возврата холодной погоды, задерживающей начало вегетации растительности, иногда на месяц и более. В 1974 г. средний коэффициент упитанности у пробуждающихся самцов составил 10.95 ± 0.32 г/см, $n = 15$. Минимальная упитанность сусликов, которые спали в неволе, после пробуждения

выжили и восстановили массу тела, составляет 5 г/см., а расход массы тела в период летнего голодания подопытных сусликов колебался от 53 до 66 г за 30–40 дней. Разность между упитанностью пробуждающихся сусликов и минимальной упитанностью составила 5.95 г/см, или 129 г. То есть с такими остатками жировых запасов самцы могут не питаться до 2 месяцев, поэтому в затяжные весны с недостатком корма запасы жира, накопленного летом, позволяют сусликам сохранять наземную активность в том числе, связанную с размножением. Эндогенное питание организма, вероятно, отражается на приростах, делая их узкими и четкими, а также обуславливает межгодовую изменчивость ширины приростов.

Деформации, сформированные в летнее время, отделены от записи спячки в осенне-зимний период серий приростов и обнаружены далеко не у всех сусликов. Видимо, только у тех особей, которые возобновляли свою активность перед спячкой. У сусликов, у которых летнее снижение активности переходит в осенне-зимнюю спячку без выхода на поверхность, летняя деформация, вероятно, сливается с таковой перед ИГЭ.

Различия по наличию деформаций у разных особей в летний период могут определяться индивидуальными особенностями накопления жировых запасов. Данные, полученные при проведении полевых наблюдений о встречаемости перезимовавших особей среди отловленных сусликов, позволили установить, что возможность и длительность летней спячки, зависят от величины накопленных жировых запасов (Лобков, 1999). Кроме того, влияют и различия в глубине расположения гнездовых камер. Температура в норах в летний период ниже, чем на поверхности земли, что позволяет предполагать залегание некоторых особей в летнюю спячку в природных условиях. В середине жаркого августа 2019 г. в районе г. Одессы температура почвы на глубине 1 м составила 22°C. Глубина расположения гнездовых камер крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье колеблется от 60 до 175 см (Волянский, 1966; Лозан, 1970). Поэтому разные особи могут пребывать в гнездах в разных температурных условиях.

Таблица 6. Распределение взрослых самцов и яловых самок, достигших максимальной массы тела в условиях лабораторного содержания в летние месяцы 1989 и 1990 гг., в % от общего числа (по: Лобков, 1999)

Пол	Количество		Июнь, декады			Июль, декады			Август, декады		
	экз.	%	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Самцы	43	100	—	7.0	4.6	18.6	30.2	7.0	30.2	—	2.3
Самки	48	100	—	5.6	11.2	55.5	11.2	5.6	11.2	—	—

Прочерк — нет данных.

В глубоких норах температура может быть ниже 22°C, что создает возможность для погружения сусликов в спячку, а в неглубоких температура выше 22°C, при этом засыпание невозможно. Мы не наблюдали в лабораторных условиях впадение крапчатых сусликов в летнюю спячку при температуре в помещении выше 22°C.

Деформации, связанные с «зоной спячки» (с ИГЭ) в осенне-зимний период, обнаружены у 80% всех перезимовавших особей (у 110 из 136 экз.). Деформации были видны перед ИГЭ и переходили непосредственно в запись зимней спячки (см. рис. 3). Деформированный участок имел разную длину (например, короткая деформация – ≈ 1.9 мм, длинная сложная – ≈ 8 мм); простые деформации в форме вздутия стенки встречались чаще, чем сложные с чередующимися вздутиями и уплощениями. Если не было деформации, то перед ИГЭ были нечеткие широкие приросты. Не редки случаи, когда деформированный участок был не сплошным, а прерывался небольшой группой обычных приростов.

Мы полагаем, что деформации могут отражать как неглубокую спячку в весенний осенний или летний периоды, так и начальный период глубокой спячки. Как было сказано выше, в лабораторных условиях при температуре 20–22°C крапчатые суслики впадали в оцепенение, в котором находились от нескольких дней до 1.5 мес. (Лобков, 1999). Современные методы имплантации температурных датчиков сусликам в природе дают представление о полном ходе спячки и индивидуальной изменчивости всех ее параметров. Например, приведенные в статье Гюров (Gür, Gür, 2015) термографики 4 экз. *Spermophilus xanthoprymnus*, зимовавших с термодатчиками в Турции, показывают, что период от начала гипотермии до снижения температуры тела ниже 20°C длился у разных особей от примерно полумесяца до двух месяцев. Если мы правы, то форма и размер деформации у крапчатого суслика могут быть связаны с длительностью и глубиной погружения в летнюю спячку.

Возникает, однако, один существенный вопрос. Если деформации, свидетельствующие о росте резца, появляются, когда суслики не активны, то почему при росте резцов не нарушается нормальный прикус, хотя нет их стачивания, поскольку суслик не питается? Если деформированный участок может иметь длину до 8 мм, не слишком ли это большой прирост резца при отсутствии стачивания? По наблюдениям В.А. Лобкова за крапчатыми сусликами в неволе суслики в состоянии неглубокой спячки шевелятся, поджимают лапы, следовательно, могут и двигать челюстями, обеспечивая стачивание резцов друг о друга. Кроме того, суслики могут таким образом стирать беспокоящие

их удлинившиеся резцы в периоды временных пробуждений во время спячки, подобно тому, как это делают другие грызуны. По мнению ряда исследователей, скорость роста резцов грызунов зависит скорее от стачивания резцов, которое происходит в результате трения нижнего резца о верхний резец специально для их затачивания, нежели от питания жесткими кормами (Taylor, Butcher, 1951; Ness, 1964; Burn-Murdoch, 1993, 1999). Вероятно, такое незначительное стачивание резцов трением на протяжении спячки может компенсировать прирост резца за этот период. Ранее мы писали, что витальное мечение резца тетрациклином у крапчатого суслика, зимовавшего в неволе, показало, что за 66 суток глубокой спячки с конца сентября до начала декабря нижний резец прорезался на 2 мм (Клевезаль и др., 2021). Следовательно, рост резца до 8 мм в период неглубокой спячки не кажется невозможным.

Механизм образования деформаций не ясен. В эксперименте на крысах было показано, что длительное изменение нагрузки на резец привело к изменению формы резца (Steigman et al., 1989), а также к изменению формы и размеров резцовой альвеолы (Brin et al., 1990). Нагрузка на резцы существенно уменьшается как при неглубокой, так и при глубокой спячке, поскольку организм сусликов переключается на эндогенное питание жировыми запасами. Поверхность резца изменяется по-разному, возможно поэтому, активность ростовых процессов в эти периоды различна. Пока нельзя считать доказанным, что деформация – запись неглубокой спячки. Однако нам это объяснение кажется наиболее вероятным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Классическая картина приростов на поверхности резца взрослой особи, добытой в конце весны, в направлении, от апикальной части резца к его базальной части такова. За приростами варьирующей ширины и степени четкости идут приросты убывающей ширины и увеличивающейся четкости, иногда прерываемые участками с деформированной стенкой, далее, базальнее, наблюдаются деформация и «зона спячки» (с ИГЭ и изменением контура), затем узкие приросты, сформированные после выхода из спячки. После этих узких приростов могут следовать приросты увеличивающейся ширины. Классическая картина встречается с разной частотой в разных выборках.

Активное питание с нечетким ритмом активности (широкие нечеткие приросты) сменяется, по мере накопления жира, менее активным с более четким дневным ритмом (ширина приростов уменьшается, их четкость увеличивается). При накоплении

достаточных жировых запасов может иметь место летняя спячка, иногда (в зависимости от величины жировых запасов) переходящая в осенне-зимнюю спячку, с деформациями поверхности резца. Далее после зимней спячки следует период перехода от эндогенного питания жировыми запасами и ограниченного питания после пробуждения (узкие приросты после “зоны спячки”), сменяющийся периодом интенсивного питания с началом жиронакопления (ширина приростов увеличивается). Большая индивидуальная изменчивость доли каждой категории приростов в общей длине резца определяется как индивидуальными особенностями конкретной особи, так и большими различиями во времени весеннего пробуждения и в кормовых условиях в разные годы и на разных участках обитания.

Сезонные явления жизнедеятельности крапчатых сусликов Северо-Западного Причерноморья отличаются от таковых в северных частях ареала сроками, их продолжительностью и особенностями протекания. В окрестностях г. Одессы в теплые зимы пробуждение начинается в январе, а в более суровые с глубоким промерзанием почвы — только в конце марта. Весеннее пробуждение всех сусликов зависит от погоды и в отдельные годы с ранним началом пробуждения может быть растянуто на 2 месяца. Продолжительны и сроки залегания в спячку. В один и тот же год в разных поселениях они также существенно различаются (Лобков, 1999). Весь период активности сусликов в регионе более растянутый во времени, сравнительно с северными популяциями, чем обеспечивает раннее накопление избыточных жировых отложений и возможность, вследствие этого, прекращение кормовой активности или впадение их в спячку летом и весной. Экологией южных популяций, вероятно, объясняется высокая индивидуальная изменчивость характера приростов на поверхности резцов у исследованных нами крапчатых сусликов,

Обнаруженные особенности приростов на поверхности резцов крапчатого суслика иллюстрируют изменения физиологического состояния организма не только в период осенне-зимней спячки, но и в течение активного периода жизни. Наличие этих приростов позволяет подтвердить предположение о том, что впадение в спячку весной и летом, является причиной снижения дневной активности некоторых особей (Лобков, 1999).

Если дальнейшие исследования подтвердят связь ширины приростов с интенсивностью питания, а наличие деформаций на поверхности резца — с неглубокой спячкой, то это даст возможность по особенностям регистрации жизнедеятельности рецентных и ископаемых сусликов ретроспективно определять климатические условия в прошлом, отсутствие спячки или ее эволюцию и другие аспекты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко признательны Г.А. Клевезаль за измерения и описание приростов, консультации при обработке материала и обсуждение результатов, без которых подготовка статьи была бы невозможной.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проведено на средства и в порядке личной инициативы авторов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При проведении исследований не использованы живые животные. Обрабатывался только музейный краниологический материал.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волянський Ю.О., 1966. Крапчастий ховрах південно-західної частини Одеської області // Екологія та історія хребетних України. Київ: Вид-во Київського ун-ту. С. 40–46.
- Клевезаль Г.А., Ануфриев А.И., 2013. Изменчивость приростов и “зоны спячки” на поверхности резцов сурков (род *Marmota*) // Зоологический журнал. Т. 92. № 11. С. 1333–1348.
- Клевезаль Г.А., 2001. Использование регистрирующих структур для оценки событий жизни и состояния в момент гибели мышей рода *Apodemus* // Зоологический журнал. Т. 80. Вып. 5. С. 599–606.
- Клевезаль Г.А., Лобков В.А., 2008. Суточные приросты и «зона спячки» на поверхности резцов сусликов рода *Spermophilus* // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 1495–1503.
- Клевезаль Г.А., 2010. Динамика роста резцов и суточные приросты на их поверхности у трех видов мелких грызунов // Зоологический журнал. Т. 89. № 3. С. 360–370.
- Клевезаль Г.А., Щепоткин Д.В., 2017. Суточные приросты на поверхности резцов грызунов. Внутри- и межвидовая изменчивость // Зоологический журнал. Т. 96. № 7. С. 838–849.
- Клевезаль Г.А., Лобков В.А., Щепоткин Д.В., 2021. Запись зимней спячки на поверхности резцов грызунов: внутривидовая изменчивость и межвидовые различия // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 524–529.
- Лакін Г.Ф., 1990. Биометрия. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа. 352 с.

- Лисицин А.А., Карпушев А.М., 1954. Вторичная спячка у малых сусликов // Третья экологическая конф. Киев: Изд-во КГУ. Ч. 3. С. 95–97.
- Лобков В.А., 1977. О сезонных изменениях активности крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоологический журнал. Т. 56. № 12. С. 1900–1904.
- Лобков В.А., 1978. О хронографической изменчивости крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоологический журнал. Т. 57. № 12. С. 1897–1899.
- Лобков В.А., 1991. Изменения численности и половой структуры поселений крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) в весенний период // Зоологический журнал. 1991. Т. 70. Вып. 10. С. 114–122.
- Лобков В.А., 1999. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: Астропринт. 272 с.
- Лозан М.Н., 1970. Грызуны Молдавии. Кишинев: АН МССР. Т. 1. 168 с.
- Петровский Ю.Т., 1961. Особенности экологии крапчатого суслика в Белоруссии // Зоологический журнал. Т. 40. № 5. С. 136–148.
- Трунова Ю.Е., 2000. Регистрация спячки и репродуктивного периода дентином резцов грызунов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 20 с.
- Трунова Ю.Е., Лобков В.А., 1997. Регистрация особенностей спячки дентином резцов крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Sciuridae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 76. Вып. 8. С. 940–947.
- Batavia M., Nguyen G., Zucker I., 2013. The effects of day length, hibernation, and ambient temperature on incisor dentin in the Turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) // Journal of Comparative Physiology. P. B. V. 183. P. 557–566.
- Burn-Murdoch R.A., 1993. The effect of the consistency of the diet on eruption rates and lengths of incisor teeth in rats // Archives of Oral Biology. V. 38. P. 699–706.
- Burn-Murdoch R.A., 1999. The length and eruption rates of incisor teeth in rats after one or more of them had been unimpeded // European Journal of Orthodontics. V. 21. P. 49–56.
- Chiba M., Tashiro T., Tsuruta M., Eto K., 1976. Acceleration and circadian rhythm of eruption rates in the rat incisor // Archives of Oral Biology. V. 21. P. 269–271.
- Goodwin H.T., Michener G.R., Gonzalez D., Rinaldi C.E., 2005. Hibernation is recorded in lower incisors of recent and fossil ground squirrels (*Spermophilus*) // Journal of Mammalogy. V. 86. P. 323–332.
- Gür K., Gür H., 2015. Age and sex differences in hibernation patterns in free-living Anatolian round squirrels // Mammalian Biology. V. 80. I. 4/ P. 265–272.
- Michaeli Y., Weinreb M.M., 1968. Role of attrition in the physiology of the rat incisor. III. revention of attrition and occlusal contact in the non articulating incisor // Journal of Dental Research. V. 47. P. 633–640.
- Ness A.R., 1964. Movement and forces in tooth eruption // Adv Oral Biol. 1. P. 33–75.
- Rinaldi C., 1995. A new technique for assessing the incremental growth of rodent incisors // Proc. 10th International Symposium on Dental Morphology. Berlin: “M” Marketing_Services. P. 190–194.
- Rinaldi C., 1999. A record of hibernation in the incisor teeth of recent and fossil marmots (*Marmota flaviventris*) // Proc. 11th International Symposium on Dental Morphology. Oulu, Finland: Oulu University Press. P. 112–119.
- Steigman S., Michaeli Y., Yitzhaki M., Weinreb M., 1989. A three-dimensional evaluation of the effects of functional occlusal forces on the morphology of dental and periodontal tissues of the rat incisor // Journal of Dental Research. V. 68. P. 1269–1274.
- Taylor A.C., Butcher E.O., 1951. The regulation of eruption rate in the incisor teeth of the white rat // J. Exp. Zool. 27. P. 165–168.
- Trunova Y.E., Lobkov V.A., Klevezal G.A., 1999. The record of the reproductive cycle in the incisor dentine of spotted souslic *Spermophilus suslicus* // Acta Theriologica. V. 44 (2). P. 161–171.

**RECORDING THE PECULIARITIES OF LIFE ACTIVITIES FIXED
ON THE SURFACE OF THE INCISORS
OF THE SPOTTED GROUND SQUIRREL
(*SPERMOPHILUS SUSLICUS*, RODENTIA, SCIURIDAE)**

V. A. Lobkov^{1,*}, D. V. Schepotkin^{2,}**

¹ *I. I. Mechnikov Odessa National University, Odessa, 65058 Ukraine*

² *N. K. Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

**e-mail: zoomuz2017@gmail.com*

***e-mail: dm_shchepotkin@mail.ru*

The increments on the surface of the incisors of young spotted ground squirrels are wide, of medium definition. They probably reflect intensive nutrition and growth of the body. Starting with the third month of life, growth slows down, the width of the growths is decreased, and they become narrower and more distinct. Deformations appear in the form of swellings of the incisor wall. The frequency of occurrence of the deformations in underyearlings reaches a peak in the second half of July. The same pattern is observed in adult ground squirrels. By this time, gophers reach their maximum body weight. The majority of adult ground squirrels kept in captivity also reach the maximum body weight in the first half of July, this indirectly indicating the relationship between the appearance of deformations and the achievement of maximum fatness. Under laboratory conditions, at a temperature not exceeding 22°C, overwintered males and dry females after reaching their maximum body weight, even in the presence of food, fall into a stupor resembling a state of hibernation. Their body temperature is only 1–1.5°C higher than the room temperature, the animals are lethargic, they do not open their eyes during manipulations, and the frequency of breaths is 4–6 per minute. These observations suggest that ground squirrels living in natural conditions also fall into a similar hibernation, since the proportion of overwintered males and females among the individuals caught in the middle of summer is decreased. The appearance of deformations at this time seems to be associated with a violation of the normal growth of the incisors during physiological changes in the body, these being caused by the onset of a transition from the active nutrition of plant food to endogenous consumption of fat reserves characteristic of the state of hibernation. The record of autumn-winter hibernation is characterized by very narrow increments or deformations, a change in the enamel boundary, as well as a change in the contour of the incisor surface. After spring awakening, growths are at first narrow and distinct, 150–160 µm each, subsequently increasing in width, which is probably due to a gradual transition from endogenous nutrition of the body with fat deposits during hibernation to intensive nutrition of green vegetation. Lactation of females usually does not affect daily gains.

Keywords: daily incisor growth, incisor surface deformations, summer hibernation